遺傳力與核桃品種改良之探討

歐錫坤
省農試所

摘 要

首先比較長山核桃〔pecan, *Carya illinoensis* （Wang.）K. Koch〕與波斯核桃（Persian walnut, *Juglans regia* L.）兩種作物間生長習性的差異。其次深究遺傳力及核桃18個性狀中，其外表型間的相關性，以尋求直接影響產量高低的主要性狀。從遺傳力的探討中，發現篩選側枝的結實性(fruitfulness of lateral shoots)與側枝的生長勢，是提升核桃產量潛能中的遺傳獲得量(genetic gain)最經濟最有效的方法。而長山核桃則沒有一套經濟有效的育種策略，以致育種成效不彰。核桃育種成功的例子或許可爲本省果樹育種研究方向的參考模式。

關鍵字：遺傳力，相關，核桃，長山核桃，遺傳獲得量

前 言

在1951至1960間長山核桃與波斯核桃兩種堅果單位面積產量大略相等，前者爲1100kg/ha，後者是1300kg/ha左右。但是目前核桃新推出的品種其產量比長山核桃(不超過2250kg/ha, Wolstenholme與Malstrom,1980)高出2倍左右，每公頃高達6700kg。造成兩種堅果產量差異的主要關鍵在於核桃應用統計科技來探討性狀間的遺傳力，以達成最經濟最有效的育種方法與選拔策略。而長山核桃的育種策略則未從事統計學的應用與遺傳學的研究，僅偏向於一般育種上堅果品質的改良與產量的提高而已。此一核桃育種成功的例子，可提供本省果樹品種改良的借鏡，因此本研究特將此兩種作物的生長習性進行多方面的綜合評估與比較，以期從中擷取果樹育種成敗的寶貴經驗。

遺傳力與果樹的遺傳工程：

從親本所具有的性狀來預測子代性狀表現的程度，植物育種家稱此爲遺傳力(heritability)(Hansche等人，1980)。遺傳力可從0至100%(在0與1之間)；當遺傳力是1時，顯示在一家族內子代將來性狀的平均表現可從其親本 100%準確地預測；若遺傳力是0則顯示子代表現一點也不能從其親本來預測。

Hansche等人於1980年認爲在以往動、植物育種視爲一種藝術，育種家被認爲是一位藝術家，目前此一現象已不再存在。由於我們對遺傳機制知識的累積，及對育種效率的要求，育種工作已被視爲一種生物工程，植物育種家被當做遺傳工程師，育種工作被視爲一種遺傳工程，以一位工程師的立場而言，植物育種家最感興趣的是，事先如何預測與應用植物各種性狀的遺傳力，以便制定育種策略來達成育種目標。

至於如何建立最有效（effective）與最經濟（efficient）的方法，以便改良一些重要經濟果樹商業性狀的基因潛力。目前有不少的遺傳工程可資運用，以達成果樹品種改良的目標。問題是在於選拔那一性狀對產量的提高將會是最有影響力且最有效率？

如何決定成功育種的關鍵性狀：

果樹父母本與子代間諸多性狀的遺傳力中，到底那一性狀的遺傳力直接與產量的高低有相關性存在？我們在實生苗選拔之前，若能及早把握住此點，對整個育種效率與成敗將有事半功倍的效果。謹以長山核桃與波斯核桃兩種作物近三、四十年間，其育種成敗之因素加以分析比較，以為我國今後從事育種工作的借鏡。

㈠長山核桃產業發展的歷史

首先要提及的是長山核桃開始遭到人類選種壓力的時間而言，是很短暫的一段歷史，可說是仍處於早期的馴化階段。1520西班牙探險家 Cabeza DeVace 最先提及長山核桃，當初他的描述是沿著北美合眾國南部的河流前進，可以發現薄殼的“核桃”（Crane等人，1937）。實際上北美印度安人與烏鴉最早進行篩選較大與較薄的堅果，以致演變成美國目前原生的長山核桃（Romberg,1968）。第一批好的商業性栽培種是選自出眾的實生苗，並於1880至1890年間命名的，如“Burkett±”，“Cutis”與“Moore”等（Madden與Malstrom,1975）。

在長山核桃最初發展的50年內有400－500個栽培種被命名與繁殖推廣，其中約有20－30個栽培種仍繼續在美國栽培種植。這些栽培種包括目前仍然很普遍的第一代實生選拔種“Desirable”，“Western Schley”，與“Cape Fear”。事實上在今天美國地處半乾旱性的長山核桃生產帶，“Western Schley”仍被認為是最佳的栽培種，尤其是採用集約高密度的種植方式（Malstrom等人，1978）。早期有些熱心的業餘人士嘗試以人工雜交的方式來改良品種，但都沒有結果，只有美國農部（USDA）於1968年推出“Caddo”一品種，此一品種是在1920所做的雜交之一。

最有名的長山核桃育種家是L. D. Romberg，從1923至1968年間Romberg 雖然只得到政府少許的支持，但他卻很有活力地在德克薩斯州Brownwood的USDA W.R. Poage Pecan Field Station從事品種改良工作，這個工作站也可稱為世界獨一無二的長山核桃育種中心，其育種的主要目標是在於改進品質與產量（Madden與Malstrom,1975）。直到1975以後才加強抗病育種，主要病害是由 *Fusicladium effusum* Wint. 所引起的瘡痂病（scab）（Madden,1968）。美國農部於1953至1973年間從他的雜交中，推出12個栽培種，其中有些是他的後繼者G. D. Madden所推出（Madden與Malstrom,1975）。

長山核桃的生產事業至很晚才走向現代所謂“高密度”或“小樹型”的密集栽培管理觀念。由於經濟方面的壓力，此一理念幾乎是世界性的，而長山核桃的生產者至1960年代才開始嘗試新的栽培方式。但是Romberg與Madden當初所推出的品種如“Wichita”，“Sioux”，“Cheyenne”，“Cherokee”，“Chickasaw”與“Shoshoni”等栽培種，雖具有早熟，豐

產，及樹型緊密的特性（Madden與Malstrom,1975），但並非針對此一革命性的栽培管理需要而標定選種目標，結果是使此一產業面對一個育種代溝與眞空的局面，致使目前使用的栽培種有很多嚴重的缺點，育種目標與優先順序應以未來果園發展所需求的眼光，盡快地重新評估與調整。

(二)長山核桃產業上的限制因子：

什麼是影響長山核桃產業與其他堅果類競爭上最嚴重的缺點？Wolstenholme與Malstrom（1980）認為生產長山核桃最主要的缺點是產量低，以致於無法與波斯核桃或扁桃（Almond）競爭。

1.產量低：

在美國目前使用的栽培種與管理的科技配合下，長山核桃帶殼（in shell）堅果每公頃最高產量是不可能超過2,250kg/ha（即2000lb/acre）（Meadows,1972），或只有1,100kg/ha（1000lb/acre）具有市場價值的種仁（Wolstenholme與Malstrom,1980）。此一數據是在同一果園，以300多英畝栽培面積至少10年以上的平均產量。只有最好栽培管理才能達到此一程度。美國的平均數據是不得而知，但是可確定的是每公頃堅果生產量在 1000 kg 以下（900lb/acre）此一平均產量是得自沒有整枝修剪、寬距栽培的老果園。

除了產量低外，長山核桃生產上尙有採收前樹上萌芽（pre-harvest sprouting）的現象（Finch,1933; Zertuche,1982; 1986），使得堅果失去商品價值，農民經濟遭受損失。德州西南部如Carrizo Springs, Eagle Pass, Pearsall及Uvalde，還有墨西哥北部等地方，此一現象非常嚴重，但可以高接或混植較容易進入休眠的北方系統之栽培種爲授粉樹，以種子直感的效應來減少此一胎生（vivipary）現象的發生（Ou,1989）。

相反地波斯核桃的生產者由於新品種的推廣，產量不斷穩定地增加。據Serr1962年統計，在加州帶殼波斯核桃從1951至1960年間平均產量是1300kg/ha（1200lb/acre）（引用Wolstenholme與Malstrom,1980）；1972年是2250/ha（2000lb/acre）（Rizzi與Forde,1972）；在1973-77年間更高達2430kg/ha（2200lb/acre）。至於良好的商業化栽培管理下可達3360-4480kg/ha（3000-4000lb/acre）（Wolstenholme與Malstrom,1980）。據Wolstenholme與Malstrom於1980年間私下調查，認爲一個良好的果園將可生產5500kg/ha（5000lb/acre）且自交親和性的栽培種“Ashley”普通可達到6700kg/ha（6000lb/acre）由此證據顯示波斯胡桃目前每公頃堅果的生產能力約較長核桃高出2倍之多。可見栽培科技的進步，對產量的提升是有限度的，只有從作物本身遺傳基因的改進，才是根本提高產量的主要原動力。

2.推銷上的問題

美國長山核桃產業一般被公認受到行銷上的困惱。不似扁桃與波斯核桃主要種栽地區是廣泛地分散到12個州。沒有中央的推銷組織，且地域間的競爭與妒嫉非常强烈。再者長山核桃顯著的隔年結果習性使得行銷上更趨複雜。

(三)長山核桃進化上的限制因子：

在合適沖積土的河邊低地（alluvial bottomland）環境下，土生土長的長山核桃具有很強的生長潛力以便與其他樹種競爭，其樹形高度一般可達50公尺（Madden與Malstrom,1975）。本地的長山核桃生長在河邊低地森林中，若要成爲主要樹種，其適應性的策略是在於加强營養生長方面的潛力。此即謂長山核桃在其樹形大小增至獨占性與自由站立以前，主要是以生產木材爲主而非堅果。或是當堅果萌芽獲得生存的機會後，長山核桃的早期發育特色是主根會快速生長而達至地下水層，以爭取生存機會。年輕的長山核桃其形態與生理兩方面亦具極强的幼年性（Romberg,1944）。在濃密森林裡競爭自然資源，尤其是具幼年性的植株，將導致延遲開花結果的年限，以致於只有大樹才有堅果的生產。在大自然中對整體競爭者的立場而言，營養生長較堅果生產具有較大的爭取殘存價值。在擁擠的森林裡，個別植株每二年或三年才會生產一次堅果。這主要是因爲在競爭的森林裡，堅果的生產只不過是消耗樹體所貯藏的養分而已。此外這也是一種防禦被掠奪的一種策略。

美國長山核桃樹林是代表生長習性與形態結構很成功的一種整體表現。然而目前追求最高的經濟生產，主要在於堅果而非木材。這些進化上的限制因子將使得長山核桃的育種家更感育種工作的複雜，尤其是(1)樹形非常高大以致於造成空間無法充分利用且相對的導致單位面積低產的原因。(2)幼年期的傾向很強，以致延遲開花結果，一般長達8-15年，早熟種也得4-6年（Sherman與Lyrene,1983）。(3)樹體本身的防禦策略如不規則結果習性。(4)無性繁殖的果園中，無形中排除掉很多基因的多樣性，以致遭遇到很多嚴重的病蟲問題。

(四)波斯核桃的育種方法：

長山核桃的育種家在改進遺傳質（germplasm）方面已經完成了很多工作，特別是改良堅果與種仁方面更是邁出一大步。而加州波斯核桃的產量潛能卻有驚人的進步，這要歸功於遺傳的研究與科學的應用。這兩種堅果物種（species）關係非常近，且一直到1950年間，兩者的育種歷史亦非常相似，很多波斯核桃研究的成果亦可供長山核桃育種上的參考。

1.結實性：

Martin（1971）留意到加州波斯核桃的產業在1950年以後是從南部往北部移動。在此之前行株距20m（65ft）的巨大老樹是非常普遍的，情況很類似目前長山核桃的產業。由於土地價格與工資花費的提高，每公頃產量的提高和有效地管理小型果樹已演變成不可避免的局面。波斯核桃的育種家把注意力集中到高產量並將其視爲育種的主要目標。具有頂端結果習性（terminal bearing）的栽培種如“Franquett”，“Eureka”等產量並不高，事實上大約與長山核桃栽培種的產量相當。

在波斯核桃產量的改進中，最高的育種效率是選拔側枝的生長勢（vigor）與結實性（Forde,1975）。栽培種如“Franquette”和“Eureka”通常只在發育中的枝條頂梢與次頂梢的芽體產生雌花。Serr（1962）以及Rizzi與Forde（1972）考慮到要達到高產量的境界至少

需有30-40%的側枝會著果。如此也會引起較多的內部著果和較小且較緊密的樹型。目前很多核桃的栽培種如“Serr”有50%的側枝結實性，或甚至高達80至90%的側枝結實性如“Ashley”，“Chico”和“Tehama”（Serr與Forde,1956）及新命名推廣的品種“Cisco”等（McGranahan等人,1990）。側枝的結實性與早實性（幼樹提早結果）（Serr,1962）和較小樹型（McGranahan等人,1990）等特性也有很強的關係存在。

2.遺傳力：

很多核桃重要的性狀可以利用合適的雜交組合與統計方法來加以估算（Hansche等人1972；Serr與Forde,1956）。遺傳力的等級是從0至1。很多性狀如展葉時期，雌花可接受花粉的時期，花粉的開裂與採收期等，其遺傳力皆非常高（0.85至0.96）詳見表1.。值得注意的是這些研究成果與桃子，櫻桃的類似性狀多半也是一致的，在一般果樹和堅果物種可能也會有相同的結果（Hansche等人,1972）。

實生苗以產量為主要目標進行分級，所得遺傳力非常低（0.07）（表1），其顯著性測定並不比0大。此一結果否定由產量分級（評估實生苗第一、第二次開花所結之果實）來選拔雜交實生苗，以期提高產量的可能性。另一可能替代的解答是選拔與產量相關性很高的性狀（traits），此一性狀具有適度的遺傳力。Hansche等人（1972）發現側枝的結實性具有相當高的遺傳力（0.39）。因此在實生苗越過幼年期開始有能力開花結果後第一、二年的表現中，選拔側枝結實性比較高的種苗，雖然此一性狀的遺傳力並不如其他性狀驚人地高達0.8以上，但從一代又一代的遺傳中必會取得產量的合理遺傳獲得量（reasonable genetic gain）。

有關波斯核桃所調查18個性狀間表現型的相關性詳如表2。這些性狀間有很強的表現型相關性,可能是由基因多效性的作用(pleiotropic effect)或鄰近基因間的連鎖所致。依相關性方向的不同，此一現象可加強或抑制性狀的選拔,育種工作應多考慮此點。

殼的密封度（shell seal）與厚度間的相關性是－0.44，實際上是成一正相關，因為兩個殼的測量是相反方向的。此即當大量殼的密封度不佳時，就會同時出現大量的厚殼堅果，可見一種性狀可以直接地影響另一性狀。

如同其他果樹一樣，展葉、開花和採收期三者有很高的正相關存在（Hanche等人，1966）。雖然產量的評估誤差相當大，但側枝的結實性與產量間具有相當強的正相關高達0.41。

所有對堅果及種仁大小的測量數據其相關性都非常高，如堅果重與堅果長度，縫線（suture）直徑，果頰直徑（cheek）和種仁重量比，其相關性各別是0.62, 0.72 0.78和0.82。事實上堅果性狀調查時或許只需測量其中一性狀的即可，因這些性狀間的相關皆如此高。

核桃大多性狀是不可忽視的累加性遺傳變異（additive genetic variability）與動物、農藝作物和蔬菜作物相較，這些累加性遺傳變異是相當令人鼓舞的，因為它使得近親交配（inbreeding）的技術變成沒有必要（Hansche等人，1972），提高產量的關鍵性狀主要在於提高側枝的結實性。

表 1. 波斯核桃子代與雙親中值，遺傳力（h）以及各性狀間標準偏差（SD）的評估

Table 1. Estimates of Persian walnut progeny and mid-parent means, heritabilities (h), and their standard deviations (SD).

Trait	Mid-parent Mean	SD	Progeny Mean	SD	h	SD
Leafing date	27.9	5.5	32.5	7.5	0.96	0.02
First shedding of pollen	39.6	4.5	42.4	9.9	0.91	0.06
Last shedding of pollen	49.9	5.2	48.4	7.2	0.68	0.05
Receptive date of pistil	51.1	5.5	55.8	7.8	0.93	0.02
Fruitfulness of laterals	41.4	20.6	15.4	24.4	0.39	0.02
Crop (estimated yield)	3.9	0.6	2.1	0.8	0.07	0.03
Havest date	38.2	4.3	43.3	6.1	0.85	0.02
Shell seal	2.4	0.4	2.7	0.8	0.38	0.04
Shell thickness	4.0	0.3	4.0	0.7	0.91	0.04
Nut length	39.6	1.9	40.5	3.5	0.82	0.03
Nut suture	33.6	1.3	4.6	2.5	0.89	0.04
Nut cheek	34.5	1.5	36.0	3.0	0.97	0.04
Nut weight	12.6	1.1	13.8	2.4	0.86	0.04
Kernel weight	6.3	0.6	6.9	1.3	0.87	0.04
No. of good kernels	10.0	0.5	7.1	4.0	-0.08	0.04
No. of light colored kernels	5.6	1.1	4.6	2.5	0.52	0.05
Kernel veins	3.0	1.4	3.0	2.8	0.49	0.04
Size adjusted kernel spot	5.2	2.1	5.1	4.7	0.41	0.05

資料來源：Hansche, Beres和Forde,1972。

(五)長山核桃與波斯核桃品種改良的比較：

以上的原則在長山核桃可應用到何種程度，且兩種作物與產業之間的不同？長山核桃在某些方面比波斯核桃呈現更多障礙。

此二種作物一些與收獲潛力有關性狀的比較詳見表 3 。加州核桃栽培種的性狀主要是針對高產量的目標。比較上長山核桃的側枝數目較少，生長勢較弱。如此將會導致較少的競爭性生長點，生長量因而著重在頂端或近頂端的枝條（subterminal shoots），造成較高大且不緊密的樹型。雖然美國農部的栽培種注意到這些性狀的改進，但側枝縱使會生長，其結果性遠較核桃爲少。

長山核桃的栽培種引以爲傲的是花大且果穗也大，此一特性同時也是產量的限制因素。在野生長山核桃有時花穗受到Casebearers, Shuckworm及Weeviles等危害，花穗大就

表 2. 波斯核桃各性狀中表現型的關係評估

Table 2. Estimates of phenotypic correlations among characteristices of Persian walnuts.

No. Trait	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2
1. Leafing date	-.07	-.14	.23	-.03	-.05	.00	.08	.07	.09	.00	.10	.56	-.25	.06	.80	.62	.65
2. First shedding of pollen	-.10	-.08	.26	.05	.14	.09	.21	.20	.15	.15	.19	.38	-.14	.23	.46	.82	
3. Last shedding of pollen	-.08	-.04	.25	.04	.12	.04	.20	.19	.13	-.17	.17	.31	.03	.26	.38		
4. Receptive date of pistil	-.02	-.16	.20	-.04	-.04	.05	.04	.06	.12	.08	.09	.58	-.33	.06			
5. Fruitfulness of laterals	.10	-.10	-.06	.02	.03	-.09	-.01	-.02	-.01	-.18	.21	.07	.41				
6. Crop	.06	.00	-.03	-.07	-.14	-.20	-.09	-.05	.13	-.11	.00	-.28					
7. Harvest date	-.02	-.12	-.04	-.03	.08	.17	.06	.04	.15	.14	.01						
8. Shell seal	.12	-.04	-.03	-.03	.05	-.08	.21	.14	.11	-.44							
9. Shell thickness	-.05	-.01	.03	.04	-.17	.27	.01	-.04	.09								
10. Nut length	.09	.07	.05	.03	.48	.62	.48	.49									
11. Nut suture	.03	.06	.10	.06	.66	.72	.82										
12. Nut cheek	.00	.08	.07	.08	.66	.78											
13. Nut weight	-.03	.09	.08	.20	.82												
14. Kernel weight	-.02	.09	.05	.23													
15. No. of good kernels	-.07	.11	.29														
16. No. of light kernels	-.29	.11															
17. Kernel veins	-.19																
18. Kernel spot with size																	

[z]All measurements were previously adjusted for year effect.

[y]95%confidence intervals about correlation were obtained via Fisher's " Z " statistic. Unless otherwise indicated, all confidence intervals ranged between+0.01 and + 0.05.

[x]95% confidence interval was between +0.06 and +0.09.

資料來源：Hansche, Beres和Forde,1972.

能確保產量穩定。在核桃栽培上的經驗認爲：較小的花序遍布至較多的生長點，將會導致較正常的結果與較高的平均產量。這方面Sparks認爲 "Stuart" 與 "Desirable" 兩個長山核桃栽培種隔年結果的情形較少，是因爲栽培種本身建立一套疏果的機制，即落果較多，且果穗較小，再者 "Stuart" 只有在較長的枝條才會結果（Sparks,1974; Sparks,1977）。

核桃堅果發育成長與成熟期相對地在較早生育期中完成，相反的，長山核桃的堅果（種仁及外殼）是一長期生長發育的結果,直到秋天才將光合作用產生的能量用來塡充（filling）種仁。大約85%的最終果實乾物重的累積，發生在果實發育的後半段時間（Thor與Smith,1935）。種仁中70%的油脂在果實發育成熟的最後6週內形成。據Ou1989年

表 3. 長山核桃與改良波斯核桃營養性狀與結實性狀之比較

Table 3. Comparison of selected vegetative and fruiting characteristics of pecan and improved Persian walnut.

Characteristic	Pecans	Walnuts
Apical control of shoot growth	Stronger	Weaker
No.lateral shoots growing	Fewer	More
Vigour of lateral shoots	Less	More
Size of leaflets	Smaller	Bigger
Second growth of current season shoots	Rare,midseason	Frequent,early
Alternate bearing	Major problem	Minor problem
Size of pistillate clusters	3-6 or more	Usually 1 or 2
Fruit size at pollination	Smaller	Bigger
Post-pollination fruit growth	Pronounced lag phase	Rapid early growth
Fruit development period	Long (6-7months)	Shorter(5-6months)

資料來源：Wolstenholme 與 Malstrom, 1980.

調查，長山核桃栽培種“Wichita”從授粉至成熟需168天，但95.7%的胚珠乾物重卻在堅果發育過程中的最後63天內完成。可見漫長的果實生育期中，種仁大多集中在較晚生育期中完成，致使堅果採收後樹體很少有機會進行食物的補充與累積，以供翌年春天的生長與結果（Davis與Sparks,1974; Sparks,1974）。因此隔年結果的特性逐漸被誘導與加重。所以選拔堅果較早成熟的遺傳型變成一種强烈的需求。在初冬尙保存健康的葉片亦是一個很重要的課題。

結　論：

利用統計方法，評估果樹各不同性狀間的遺傳力是果樹育種上基本研究方法之一，由諸多遺傳力間決定一個與產量有直接相關的性狀，由此性狀決定實生後代的取捨標準，從而提高果樹育種效率，降低果樹育種成本，將是果樹育種策略所追求的目標。

參考文獻：

1. Crane, H. L., C.A. Reed, and M. N. Wood. 1937. Nut breeding, p.827-856. In : Better plants and animals. USDA Yearbook of Agriculture.
2. Davis, J.T. and D. Sparks. 1974. Assimilation and translocation patterns of carbon-14 in the shoot of fruiting pecan trees, *Carya illinoensis* Koch. J. Amer. Soc. Hort.

Sci. 99 : 468-480.

3. Finch, A. H. 1933. Notes on pecan filling and maturity. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 30 : 387-391.

4. Forde, H.I. 1975. Walnuts, p.439-455. In : J. Janick and J. N. Moore (eds.). Advances in fruit breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette, Ind.

5. Hansche, P. E., V. Beres, and R. M. Brooks. 1966. Heritability and genetic correlation in the sweet cherry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 88 : 173-183.

6. Hansche, P. E., V. Beres, and H. I. Forde. 1972. Estimates of quantative of genetic properties of walnut and their implications for culitvar improvement. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97 : 279-285.

7. Hansche, P. E., H.I. Forde, and V. Beres. 1980. Genetic engineering. The Pecan Quart. 14(2) : 30-35.

8. Madden, G. D. and H. L. Malstrom. 1975. Pecans and hickories, p.420-438. In : J. Janick and J. N. Moore (eds.). Advances in fruit breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette, Ind.

9. Madden, G. D. 1968. Potential varieties for the southeast through the USDA pecan breeding program. Proc. S. E. Pecan Grs. Assoc. 61 : 27-52.

10. McGranahan, G. H., D.E. Ramos, H. I. Forde, and R. G. Snyder. 1990. ' Cisco' Persian walnut. HortScience 25(3) : 371-372.

11. Malstrom, H. L., G. D. Madden, and M. W. Kilby. 1978. Pecan cultivars, pollinators and rootstocks for western districts. Pecan Quart. 12(4) : 4-9.

12. Martin, G. C. 1971. Changing concepts in California walnut production. Proc. Tex. Pecan Grs. Assoc. 50 : 16-20.

13. Meadows, W. A. 1972. High density hikes early yield. Pecan South, Ga. Farm. March : 10-11.

14. Ou, S. K. 1989. Pre-harvest sprouting in pecans. PhD Diss., Texas A&M Univ. College Station, Texas.

15. Rizzi, A. D. and H. I. Forde. 1972. Selecting new walnut varieties. Univ. Calif. Agric. Ext. AXT-360.

16. Romberg. L. D. 1944. Some characteristics of the juvenile and the bearing pecan tree. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 44 : 255-259.

17. Romberg, L. D. 1968. Pecan varieties in 1968. Proc. S. E. Pecan Grs. Assoc. 61: 56-65.

18. Serr, E. F. and H. I. Forde. 1956. Walnut breeding. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.

68:184-194.

19. Sherman, W. B. and P. M. Lyrene. 1983. Handling seedling populations, p.66-73. In：J.N. Moore and J. Janick (eds.). Methods in fruit breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette, Ind.
20. Sparks, D. 1974. The alternate bearing problem in pecans. Ann. Rpt. N. Nut Grs. Assoc. 65：145-158.
21. Sparks, D. 1977. Notes on the Stuart pecan. Pecan South 4：204-207.
22. Thor, C. J. B. and C.L. Smith. 1935. A physiological study of seasonal changes in the composition of the pecan during fruit development. J. Agric. Res. 50:97-121.
23. Wolstenholme, B. N. and H. L. Malstrom. 1980. A critical appraisal of pecan breeding priorities and prospects. The Pecan Quart. 14(2)：26-35.
24. Zertuche, M. I. 1982. The effect of various irrigation treatments and levels of nitrogen and potassium upon vivipary of pecans. M.S. Thesis, Texas A&M Univ., College Station.
25. Zertuche, M. I. 1986. Effect of gibberellins, abscisic acid, various irrigation treatments, and different levels of nitrogen and potassium upon vivpary of pecans.〔Carya illinoensis (Wang) K. Koch〕. PhD Diss., Texas A&M Univ., College Station.

討　　論

嘉義農專呂明雄主任問：

1.Walnut之遺傳力(h_2)中有些高達0.96，0.97等請問其遺傳力是廣義h_2或狹義之h_2。

2.果樹育種之世代年限較久，估算遺傳力所需時間較久，世界其他研究人員有無利用複現率來代替遺傳力以提高育種數率？

農試所歐錫坤博士答：

有關第一個問題在開頭就跟各位提及，本篇主要目的是在於介紹遺傳力的觀念，而不是探討如何計算遺傳力，所以此一問題暫不回答。

有關第二個問題，遺傳力的估算是很費時很費力的，在美國估算核桃的遺傳力起碼經過十四年以上的時間，調查2000株以上的實生苗所得的結果，所以果樹育種工作要趁早踏出第一步，將來才能達到探討遺傳力的境界。

林教授：

我不知道 Texas　A&M在Pecan裏面花了多少精神多少經費多少人力，本人深知美國加州大學爲了walnut產業投入龐大人力及經費，各位可以看到walnut單位面積產量爲什麼那麼高。相對的我們台灣果樹產業目前尚有低生產力問題，對於經費與人力的投入均尚待加强，因此對於人力的培養建議能持續處理。

Heritability and Cultivar Improvement of Walnut

Shyi-kuan Ou
Dept. of Horticulture
Taiwan Agricultural Research Institute

ABSTRACT

Different growth habits of pecan and walnut were comparatively studied. Then heritabilities and phenotypic correlations among 18 traits of walnut (Juglans regia L.) were discussed in order to find the main characteristics which directly related to the yield potential. It was found that the most effective and efficient means of improving the rate of genetic gain for yield potential in walnut has been performed by selecting for fruitfulness and vigor of lateral shoots. The successful walnut breeding may provide a model for the fruit breeding program in Taiwan.

Key words: heritability, correlation, walnut, pecan, genetic gain